Лихотоп Р. Й. Подвійна закладка os squamosum у Cavia porcellus // Доп. НАН України. Сер.— Природничі, математ. та технічні науки.— 1995.— N 2 (в друку).
Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии.— М.;— Л.: Учмедгиз, 1938.— 488 с.
Beatty B. M. D., Hillemann H. H. Osteogenesis in the golden hamster // J. Mammal.— 1950.— **31**, N 2.— P. 121—134.
Beer G. R. de. The development of the vertebrate skull. — Oxford : Clarendon Press, 1937.— 552 p.
Fischer M. S. Zur Ontogenese der Tympanalregion der Procaviidae (Mammalia: Hyracoidea) // Gegenb. Morph. J., Leipzig.— 1989.— **135**, H. 6.— S. 795 — 840.
Frick H. Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokranium von Myotis Kaup.— Stuttgart : G.Thieme Verlag, 1954. — 102 s.
Griffithe I. On the "otic element" in Amphibia Salientia // Proc. Zool. Soc. London.— 1954.— **124**, N1.— P. 35—50.
Parker W. K. On the structure and development of the skull in the Mammalia. Pts II, III // Phil. Trans. Roy. Soc. London.— 1886.— **176**.— P. 1—275.
Reinbach W. Untersuchungen uber die Entwicklung des Kopfskeletts von Calyptocephalus Gayi // Jen. Z. Wiss. — 1939.— **72**.— S. 211—362.
Stadtmuller F. Kranium und Visceralskelett der Saugetiere // Bolk, Goppert, Kallius, Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.— Berlin, Wien: Urban, Schwarzenberg, 1936.— S. 839-1016.
Thyng E. W. Squamosal bone in tetrapodous Vertebrata // Proc. Boston Soc. Natur. Hist.— 1906.— **32**, N 11.— P. 387-425.

Інститут зоології НАН України
(252601 Київ)

Одержано 19.10.94

УДК 599.426-115.6

И. И. Дзеверин

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ЗНАЧЕНИЯХ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОСТРОУХОЙ НОЧНИЦЫ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

Статевий диморфізм у значеннях краніометричних ознак гостровухої нічниці (Chiroptera, Vespertilionidae). Дзеверін І. І. — Характер статевого диморфізму істотно відрізняється у різних підвидів *M. blythi*, а також у популяціях *M. b. omari* із західної та східної частин підвидового ареалу. У самців *M. b. oxygnathus* базальна частина мозкової капсули та міжорбітальний проміжок є ширшими, ніж у самок. Самці й самки із західних популяцій *M. b. omari* відрізняються передусім довжиною нижнього зубного ряду, який у самців коротший. У самців *M. b. omari* із східних популяцій нижня щелепа і верхній зубний ряд довші, ніж у самок, а виличні дуги розставлені ширше. Череп у самців *M. b. blythi* вищий, ніж у самок, виличні дуги розставлені вужче, нижня щелепа і нижній зубний ряд коротші, міжмаксилярна відстань більша, а відстань між гілками нижньої щелепи та зубними рядами на рівні третіх молярів — менша. Канонічні дискримінаційні функції, розраховані для 274 екз. *M. blythi*, дозволяють правильно визначити статеву приналежність 88,7% особин.

К л ю ч о в і с л о в а: Рукокрилі, *Myotis blythi*, череп, мінливість, статевий диморфізм, Палеарктика.

Sexual Dimorphism Values of Craniometric Characters in Lesser Mouse-Eared Bat (Chiroptera, Vespertilionidae). Dzeverin I. I. — A craniometric study of 274 *Myotis blythi* specimens representing 3 subspecies (*M. b. oxygnathus, M. b. omari, M. b. blythi*) shows the presence of sexual dimorphism in variation of certain characters. Sexual dimorphism patterns in different subspecies as well as in western and eastern population groups of *M. b. omari* are found to be essentially different. Males of *M. b. oxygnathus* differ from females with wider braincase basilar part and interorbital constriction. In western *M. b. omari* males the mandibular toothrow is shorter than in females. Zygomatic *arches* of *M. b. omari* males from eastern populations are placed broader than in females, and maxillar toothrow and mandible are longer. Cranial height and intermaxillar breadth in *M. b. blythi* males are larger than in females while zygomatic width is narrower, mandible and mandibular toothrow are shorter, and distances between 3rd lower molars and between mandibular rami are smaller. The use of canonical variates analysis allow to ascertaing the sex of 88,7% of specimens.

K e y w o r d s: Chiroptera, *Myotis blythi*, skull, variation, sexual dimorphism, Palaearctics.

Для голарктических видов гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae) не характерен ярко выраженный половой диморфизм. Вместе с тем имеющиеся данные (Дзеверiн,1994; Дзеверин, 1995; Bogdanowicz, 1992; Dulić, Mrakovčić, 1983-1984; Findley, Traut, 1970; Horácek, Hanák, 1983-1984; Sigmund, 1964 и др.) свидетельствуют о существовании незначительных различий в значениях количественных признаков у особей разного пола. Не является исключением и остроухая ночница (*Myotis blythi* (T o m e s, 1857). Половые различия в значениях краниометрических признаков особей этого вида были отмечены, в частности, И.К.Рахматулиной (1980).

Цель настоящей статьи — дать общее описание полового диморфизма в изменчивости краниометрических признаков остроухой ночницы и разработать алгоритм диагностики пола по этим признакам. Материалом для исследования послужили музейные и рабочие коллекции черепов остроухих ночниц Зоологического музея и кафедры зоологии позвоночных Московского университета, Зоологического музея Киевского университета, Зоологического института Российской АН, Института зоологии АН Азербайджана, Зоологического музея Центрального научно-природоведческого музея НАН Украины. Некоторые черепа были получены для обработки из экспериментальной базы "Черноголовка" Института проблем экологии и эволюции РАН. Автор выражает признательность сотрудникам этих учреждений, предоставившим возможность работать с коллекциями черепов ночниц.

Материал и методика. Было изучено 274 черепа, представляющих, по классификации П.П.Стрелкова (1972), 3 подвида остроухой ночницы: европейская остроухая ночница (*M. b. oxygnathus*) представлена выборками с Балканского полуострова и сопредельных территорий центральной Европы, а также Карпат и Крыма; переднеазиатская остроухая ночница (*M. b. omari*) — выборками с о. Крит, Северного Кавказа, Закавказья, Северного Ирана и западной и центральной части Туркменистана; материал по гималайской остроухой ночнице (*M. b. blythi*) был собран с территории Средней Азии и южного Казахстана от кряжа Кугитанг до Алма-Аты. Сведения о количестве изученных особей приведены в табл.1. Большинство особей были взрослыми, 6 особей — возможно, полувзрослыми. Для статистического анализа использовано 27 краниометрических признаков. Исследование межполовых различий проводилось посредством шагового дискриминантного и канонического анализа. Список промеров и условные обозначения приведены в предыдущем сообщении (Дзеверин, 1995). Там же охарактеризованы методика измерения и статистические методы. Вычисления проводились на ПЭВМ типа ЕС-1841 с помощью статистического пакета CSS/3 (Stat Soft Inc., 1991, США).

Результаты. В изученных популяциях остроухой ночницы половой диморфизм в размерах черепа выражен весьма слабо. Даже у признака, о достоверности полового диморфизма которого можно говорить с наибольшей уверенностью — MOLB (F = 14,6; p = 0,02%), — средние значения отличаются у самок и самцов лишь на 0,16 мм (9,24 мм у самок и 9,08 мм у самцов). Построить сколько-нибудь надежную дискриминантную функцию, основываясь на объединенной выборке остроухих ночниц из всех местообитаний, оказалось невозможным. В ходе шаговой процедуры в модель были включены 13 признаков (MOLB, OCCH, ORB1, MDL2, MASTB, ZYGB, SQB, MDL3, MXT2, MDH, MDL4, MDB1, GMDL), на основании чего была построена дискриминантная функция, позволяющая правильно определять половую принадлежность примерно 77% особей (90,8% самок и 47,8% сам-

Т а б л и ц а 1. Количество изученных особей и оценки достоверности полового диморфизма в 4 группах остроухих ночниц

T a b l e 1. Number of individuals studied and sexual dimorphism confidence evaluation in 4 lesser mouse-eared bat groups

Группа	Количество особей			Квадрат дистанции Махаланобиса	F	p, %
	Всего	Самки	Самцы			
M. b. oxygnathus	76	33	43	5,576	5,05	0,0002
западные *M. b. omari*	46	28	18	5,369	3,50	0,23
восточные *M. b. omari*	56	50	6	8,678	2,61	1,1
M. b. blythi	96	73	23	3,658	5,01	0,0006

Таблица 2. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола европейских остроухих ночниц

Table 2. Canonical variate coefficients calculated for M. b. oxygnathus sexing

Признак	Коэффициент
MASTB	3,354
MDB3	-1,621
ORB1	2,678
CANB	-0,734
ORB2	0,836
FMB	1,327
MDB1	-1,642
MXT2	-1,716
SQB	1,076
MDL4	1,354
MDH	-3,506
MDL2	-2,245
MOLB	1,250
MAXL	1,279
GMDL	-0,676
MDL3	1,569
Свободный член	-39,095

Таблица 3. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола представителей западных популяций M. b. omari

Table 3. Canonical variate coefficients calculated for western M. b. omari populations sexing

Признак	Коэффициент
MDL1	-3,001
ZYGB	1,328
MDL2	-1,901
PREMB	-1,775
ORB2	2,111
MDH	-3,981
MDL4	3,019
MASTB	3,686
BRCB	-3,402
ORB1	2,713
MDB3	0,667
FMB	-1,203
Свободный член	-13,236

Таблица 4. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола представителей восточных популяций M. b. omari

Table 4. Canonical variate coefficients calculated for eastern M. b. omari populations sexing

Признак	Коэффициент
MDL4	0,885
MDB1	-0,946
ZYGB	2,205
MOLB	-2,941
MXT1	2,215
BRCL	-2,906
OCCH	1,632
GL	1,376
BRCB	2,395
ORB1	-2,251
CANB	1,830
MXT2	-2,043
Свободный член	-48,517

Таблица 5. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола гималайских остроухих ночниц

Table 5. Canonical function coefficients calculated for M. b. blythi sexing

Признак	Коэффициент
OCCH	1,562
ORB2	1,284
MOLB	-2,046
FMB	2,390
MDL1	-1,793
PREMB	1,622
GMDL	1,154
ZYGB	-1,005
SQB	0,825
MDL2	-0,622
Свободный член	-8,187

цов). Такая функция свидетельствует фактически только о большей изменчивость самцов по этим признакам и, естественно, не имеет никакой практической ценности.

Эту слабую дискриминируемость можно предположительно объяснить полиморфностью вида и влиянием внешних условий на половой диморфизм. В анализе половой изменчивости остроухих ночниц следует учитывать не только локальные изменения уровня и направленности полового диморфизма, как в европейских популяциях водяной ночницы (Bogdanowicz, 1992) или восточноевропейских и азиатских популяциях прудовой ночницы (Дзеверин, 1995), но и влияние подвидовой принадлежности.

Анализируя особенности полового диморфизма остроухих ночниц из разных регионов, удалось разделить видовой ареал (точнее, представленную в материалах территорию) на 4 части, в рамках каждой из которых различия самцов и самок достаточно единообразны, чтобы строить относительно надежные дискриминантные или канонические функции. I часть соответствует подвиду *M. b. oxygnathus*, II — западным популяциям *M. b. omari* (Крит, Северный

Таблица 6. Границы разбиения, центры групп и результаты дискриминации в 4 группах остроухих ночниц

Table 6. Splitting borders, group centroids and discrimination results in 4 lesser mouse-eared bat groups

Группа	Граница разбиения	Центры групп		Правильно определено	
		Группа самок	Группа самцов	особей	%
M. b. oxygnathus	-0,265	-1,318	1,12	66	86,84
западные *M. b. omari*	0,437	-0,887	1,379	41	89,13
восточные *M. b. omari*	1,856	0,310	2,583	54	96,43
M. b. blythi	1,097	-0,453	1,439	82	85,42

Кавказ, большинство изученых популяций Закавказья), III — восточным популяциям этого подвида (популяции Азыхской пещеры в Гадрутском р-не Нагорного Карабаха, Северного Ирана, западного и центрального Туркменистана), IV — номинативному подвиду *M. b. blythi.*

Количества особей и оценка достоверности полового диморфизма у представителей четырех групп приведены в таблице 1. Во всех случаях с помощью шагового метода были выделены признаки для включения в модель дискриминации и построены канонические функции. Коэффициенты этих функций приведены в таблицах 2 — 5, а границы разбиения, центры групп и результаты дискриминации — в таблице 6. Полученные канонические функции могут быть использованы при лабораторном определении пола особей по краниометрическим признакам. Общие результаты определения половой принадлежности у остроухих ночниц (объединенные по всем 4 группам) приведены в таблице 7.

Обсуждение. Характер полового диморфизма у остроухих ночниц весьма своеобразен и трудно поддается общему описанию и трактовке.

У самцов *M. b. oxygnathus* шире, чем у самок, основание мозговой капсулы (мастоидная ширина, затылочное отверстие, расстояние между суставными отростками чешуйчатых костей больше, чем у самок) и межглазничный промежуток, тогда как у самок основание мозговой капсулы и межглазничный промежуток относительно более узки.

Самцы и самки западных *M. b. omari* отличаются, в первую очередь, длиной нижнего зубного ряда, который у самцов сравнительно более короткий, чем у самок.

У самцов восточных *M. b. omari* нижняя челюсть и верхний зубной ряд длиннее, чем у самок, а скуловые дуги расставлены шире, в то время как для самок характерны тенденция к укорочению нижней челюсти и верхнего зубного ряда, а также к уменьшению скуловой ширины.

Для *M. b. blythi* характерны следующие проявления полового диморфизма по краниометрическим признакам: череп у самцов выше, чем у самок, скуловые дуги расставлены уже, нижняя челюсть и нижний зубной ряд короче, межмаксиллярное расстояние больше, а расстояние между ветвями нижней челюсти и зубными рядами на

Таблица 7. Результаты дискриминации 274 особей остроухой ночницы, объединенные по 4 группам (строки — наблюдаемое соотношение, столбцы — прогноз)

Table 7. Discrimination results for 274 lesser mouse-eared bat specimens of 4 groups polled into one set (lines — observed ratio, columns — expected ratio)

Группа	Результаты дискриминации		Правильно определено, %
	Самки	Самцы	
Самки	170	14	92,39
Самцы	17	73	81,11
Всего	187	87	88,69

уровне 3-х коренных — меньше; для самок характерны более низкий череп, шире расставленные скуловые дуги, удлиненные челюстные структуры, уменьшенное межмаксиллярное расстояние и увеличенные расстояния между ветвями нижней челюсти и зубными рядами на уровне 3-х коренных.

Существенно также и то, что вследствие корреляционных зависимостей различия в пропорциях черепа в значительной мере нивелируются, и для выявления реальных трендов вариации черепных структур необходимо использовать статистические методы, позволяющие исключить влияние межпризнаковых взаимодействий.

Для полового диморфизма остроухих ночниц весьма существенным представляется влияние географического фактора. Примечательно в этом плане распадение подвида *M. b. omari* на 2 подгруппы, характер полового диморфизма в которых совершенно различен. Не исключено, что данное различие отражает некие принципиальные особенности характеров изменчивости соответствующих групп популяций. Для более обоснованных суждений о природе данных отличий необходимо привлечь дополнительный материал, поскольку имеющиеся данные позволяют с уверенностью говорить лишь о самом факте различия. Граница между группами также требует выяснения. Как явствует из имеющихся данных, остроухие ночницы из Грузии, Армении и западной части Азербайджана (Шахбузский и Казахский р-ны) относятся к "западной" группе, тогда как в Нагорном Карабахе встречаются популяции как "западного" (популяции из г. Шуша и Тагларской пещеры в Шушинском р-не), так и "восточного" (популяция Азыхской пещеры) типа. Не исключено поэтому, что граница между группами проходит по центральной части Закавказья. Анализ различий между западными и восточными *M. b. omari* и определение границы между группами могли бы стать предметом специального исследования, для чего необходимо было бы привлечь материалы, взятые из местообитаний, расположенных восточнее Азыхской пещеры.

В значительной мере неясными остаются и механизмы формирования, равно как и экологическое значение, полового диморфизма летучих мышей. Дж. С. Финдли и Дж. Л. Траут (Findley, Traut, 1970), основываясь на анализе географической вариации западного нетопыря (*Pipistrellus hesperus*), связывают экогеографическую изменчивость межполовых различий особей этого вида с прямыми и косвенными климатическими влияниями, а также с межполовыми различиями в поведении. Обе эти группы факторов, скорее всего, влияют и на изменчивость остроухих ночниц. К тому же следует отметить относительно высокий уровень изменчивости социального и, в частности, репродуктивного, поведения, наблюдаемый у *M. blythi* (Horácek, Gaisler, 1985—1986). Какие именно внешние факторы воздействовали дифференциальным образом на организации ночниц разного пола, и какими путями происходило закрепление полового диморфизма, остается пока неясным.

Дзенерiн І. І. Екогеографічна варіація характеру статевого диморфізму деяких видів нічниць (Mammalia, Chiroptera, Myotis) // Актуальные проблемы экологической гистологии. — Днепропетровск: Изд-во ДГМА, 1994. — С. 56—58.

Дзенерин И. И. Половой диморфизм в значениях краниометрических признаков прудовых ночниц (Chiroptera) // Вестн. зоологии. — 1995. — N 1. — С. 62—66.

Рахматулина И. К. Материалы по экологии рукокрылых Азыхской пещеры // Рукокрылые (Chiroptera). — М.: Наука, 1980. — С. 154—179.

Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta theriol. — 1972. — 17, N 28. — S. 355—380.

Bogdanowicz W. Sexual dimorphism in size of the skull in European Myotis daubentoni (Mammalia, Chiroptera) // Prague Studies in Mammalogy.— Praha: Carolinum-Charles Univ. Press, 1992. — P. 17—25.

Dulic B., Mrakovcic M. Morphological characteristics of a population of *Pipistrellus savii* from some Adriatic islands // Myotis. — 1983-1984. — **21—22**. — P. 37-40.
Findley J. S., Traut G. L. Geographic variation in Pipistrellus hesperus // J. Mammal. — 1970. — **51**, N 4. — P. 741 — 765.
Horacek I., Gaisler J. The mating system of *Myotis blythi* // Myotis. — 1985-1986. — **23—24**. — P. 125-130.
Horacek I., Hanak V. Comments on the systematics and phylogeny of *Myotis nattereri* (Kuhl, 1819) // Ibid. — 1983—1984. — **21—22**. — P. 20—29.
Sigmund L. Relatives Wachstum und intraspezifische Allometrie der Grossmausohr (Myotis myotis Borkh.) // Acta Univ. Carolinae — Biologica. — 1964. — **3**. — S. 235—303.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 12.01.95

ЗАМЕТКИ

Современное распространение Mus spicilegus в Слобожанской Украине. — Предполагаемая северо-восточная граница ареала курганчиковой мыши находится в пределах Полтавской, Харьковской и Луганской обл. Украины. До сих пор имеются упоминания лишь о пяти находках вида в окр. Харькова (Шарлемань, 1937) и в прилежащих к нему районах: Ново-Водолажский р-н, Мерефа, на юг от р. Мжа; между Мерефой и Красноградом; Змиевский р-н, разъезд Занки (Мигулін, 1937, 1938); там же, Гайдары (Медведева, 1950; Ладыгина, 1964).

Переопределение коллекционных сборов *Mus musculus* из различных зоологических музеев (ИЗК, ЗИН, КГУ, МГУ и др.) позволило идентифицировать *Mus spicilegus* в сборах Музея Природы Харьковского университета еще в трех пунктах (n=32, шкурки и черепа, по первичным этикеткам все обозначены как "*Mus sergii*"): Ново-Водолажский р-н (1 экз., "поле", 1957, Орлова); Змиевский р-н, разъезд Занки, с. Лиман (6 экз., "поле возле бора", 1957-1958, Орлова); там же, Донецкая биостанция (25 экз., "пески лев. бер. Донца", 1936, Селезнев).

По архивным материалам Харьковской обл. СЭС (исследования В.В. Сивкова) вид зарегистрирован в период 1954—1962 гг.: Харьковский р-н, ст. Рогань (склон балки, молодой сад, лесополоса, 1961); Сахновщинский р-н, Красный Лиман (скирды, 1957); Змиевский р-н, Гайдары (опушка леса, лесополоса, склон балки, выгон, кукуруза, 1954, 1959—1962, озимь, гречиха, скирды, пески, 1958); там же, Аксютовка (стерня кукурузы, 1958); Краснокутский р-н, Колонтаево (сахарная свекла, суданка, стерня овса, 1957); там же, Козиевка (просо, 1958); Купянский р-н, Сеньково (скирды, 1957).

В течение плановых полевых исследований областной СЭС вид отмечен в 1988—1993 гг. в следующих 12 пунктах (курганчики): Харьковский р-н, Рогань (многолетние травы, 1992); Купянский р-н, Ивановка (стерня, 1993); Вовчанский р-н, Гонтаровка, 3 км вост. (стерня, 15 кург/км, 1995); Велико-Бурлукский р-н, Ср. Бурлук, 3 км сев.-зап. (стерня, 4 кург/км, 1995); Шевченковский р-н, Петрополье (стерня, 1988); Балаклейский р-н, Червона Гусаровка (многолетние травы, 1989); Лозовской р-н, Братолюбовка (кукуруза, 1989); Красноградский р-н, Ленинское (многолетние травы, 1990); Великий Бурлук (кукуруза, 1990); Чугуевский р-н, Каменная Яруга (лесополоса, подсолнечник, 1991); Изюмский р-н, Каменка (целина, 1993); Дергачевский р-н, Слатино (стерня пшеницы, 1993).

Суммарно вид отмечен в регионе в 1936—1938, 1954—1962, 1988—1994 гг., в основном на основании наблюдений курганчиков. В агроценозах на 1 км маршрута отмечается до 15—20 курганчиков; их размеры 0,7—1,2 м в диаметре, высота до 0,4 м, зимовочная камера на глубине до 0,6 м; кормовые запасы — от 1 до 6 кг семян (часто с колосьями) лисохвоста, суданки, подсолнечника, сорго, др. Представления об ограниченном распространении *M. spicilegus* в регионе следует пересмотреть. Очевидно, что вид широко распространен по югу Средне-Русской возвышенности, включая юг Сумской, Белгородскую, Луганскую, и Полтавскую обл., для которых вид до сих пор не указан.— **И. В. Загороднюк (Институт зоологии НАН Украины, Киев), В. А. Наглов, А. В. Зоря (Харьковская областная СЭС).**